

УДК 576.895.771

**МОРФОЛОГИЯ, КАРИОТИПЫ И ГЕНОМНЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ ДВУХ  
ВИДОВ МОШЕК РОДА MONTISIMULIUM (DIPTERA: SIMULIIDAE)  
ИЗ ТАДЖИКИСТАНА**

© Л. А. Чубарева

Представлены первоописания кариотипов *Montisimulium octofiliatum* и *M. inflatum*. Впервые приведены фотокарты политенных хромосом обоих видов. Показано наличие в кариондах популяций В-хромосом, обладающих видоспецифическими морфологическими особенностями. Оба вида кариотипически резко отличаются один от другого и от остальных видов рода *Montisimulium*.

Данная работа представляет собой продолжение исследований морфокариотипических признаков мошек, относящихся к роду *Montisimulium*. В предыдущих работах кариологическим анализом охвачено в общей сложности 11 видов данного рода, в том числе массовый широко распространенный высокогорный вид *M. montium* Rubz., 1947, кариотип которого принят за стандарт при картировании политенных хромосом видов данного рода (Чубарева, Качворян, 1975; Чубарева, Петрова, 1979; Чубарева, Исмагулов, 1992; Чубарева, 1995а, 1995б). В настоящей работе приведены результаты изучения кариотипов двух видов: *M. octofiliatum* Rubz., 1956 и *M. inflatum* Rubz., 1951.

**МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ**

Сбор материала *M. octofiliatum* — личинки и куколки — проведен в двух местах: на Восточном Памире, в ручье Чечектинка, на высоте 4200 м над ур. м., в июле 1975 г. и на Западном Памире, в Ванчском ущелье, в ручье, берущем начало из снежников, на высоте 3500 м над ур. м., в июле 1976 г. Сбор материала *M. inflatum* осуществлен в Кондаре, в Варзобском ущелье, в горном ручье, вблизи выхода его из грунта, в июле 1971 г. В работе использована обычная методика приготовления давленных ацето-орсеиновых препаратов хромосом слюнных желез личинок старшего возраста. Анализ и микрофотографирование кариотипов проведены при увеличении микроскопа 90 × 10. Морфологические детали строения тела личинок и куколок изучались на специально изготовленных препаратах.

**РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ**

*M. octofiliatum*. Расценивается систематиками как обособленный вид (Рубцов, 1956). По морфологическим признакам на всех стадиях развития хорошо отличается от других видов рода.

Морфологические признаки (рис. 1). Личинки характеризуются более узким по сравнению с *M. montium* вентральным вырезом головной капсулы, крупными краевыми зубцами переднего края субментума, мощным вершинным зубцом и двумя краевыми зубцами мандибулы, вслед за которыми следуют многочисленные тончай-

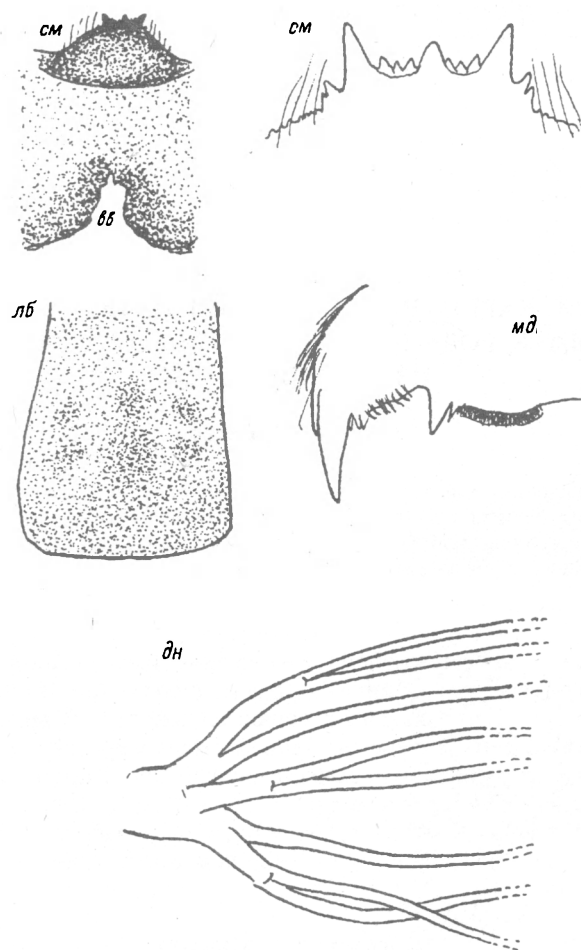


Рис. 1. Морфологические детали строения *Montisimulium octofiliatum*.

вв — вентральный вырез головной капсулы; дн — дыхательные нити; лб — лоб; мд — мандибула; см — субментум.

Fig. 1. Morphological details of *Montisimulium octofiliatum*.

шие зубчики, плотно прилегающие друг к другу, создавая видимость «щеточки». В задней присоске 100 рядов крючков, по 12—14 крючков в каждом ряду; в большом веере 19 грубых щетинок. У куколок и зрелых личинок 8 дыхательных нитей на трех стебельках — (3 + 3 + 2), тогда как у большинства видов рода 10, 12 или 14 дыхательных нитей. Самцы отличаются своеобразной морфологией гоностерна, гонофурки и парамер.

Кариотип (рис. 2; см. вкл.). Как уже было отмечено, картирование поличенных хромосом осуществлено с учетом фотокарт хромосом I—III *M. montium*, принятого за стандарт. На основе кариологического анализа личинок из двух сборов выявлены следующие особенности кариотипа. Все 40 личинок, собранных на Восточном Памире, обладали  $2n = 6$ . Конъюгация гомологичных хромосом полная, центромеры четко выражены и представляют собой массивные гетерохроматизированные и эктопически сконъюгированные блоки, проявляющие тенденцию к образованию хромоцентра. С ядрышком связана хромосома I, при этом область связи (секция 20) находится на значительном расстоянии от центромеры. Хромосома II определяется

Количество особей с разным числом В-хромосом в разных популяциях  
Amount of black fly specimens with different number of B-chromosomes in different populations

Вид	Дата и место сбора	Число изученных особей	2n = 6	2n = 6+1B	2n = 6+2B	2n = 6+3B	2n = 6+4B
<i>M. octofiliatum</i>	Таджикистан, Восточный Памир, VI 1975 г.	40	40				
<i>M. octofiliatum</i>	Таджикистан, Западный Памир, VII 1976 г., ручей	30	10	11	6	2	1
<i>M. inflatum</i>	Таджикистан, Кондара, VII 1971, родник	11	7	4			

по сближенным пуффам в *IIS* (секции 4—6) и по двум четким дискам в теломерной зоне *III*L (секция 28), хромосома III — по толстому диску и прилежащему пуффу в *IIIS* (секция 6). Хромосома I  $510 \pm 9.4$  мкм длины, хромосома II —  $365 \pm 11.2$ , хромосома III —  $353 \pm 9.4$  мкм. Соотношение длин хромосом в виде неравенства  $I > II = III$ . Как показал анализ второго сбора *M. octofiliatum* с Западного Памира, данному виду свойствен геномный полиморфизм по добавочным, или сверхчисленным, В-хромосомам. Из 30 проанализированных личинок с Западного Памира 10 имели  $2n = 6$ , тогда как у остальных 20 личинок (66.6 %) помимо основного набора были обнаружены В-хромосомы:  $2n = 6 + V$ . В пределах особи число В-хромосом в клетках было одинаковым, тогда как у разных особей данной популяции оно колебалось от 1 до 4 (см. таблицу). Размеры В-хромосом в ядрах клеток слюнных желез, мальпигиевых сосудов и в делящихся клетках гонад и ганглиев значительно меньше размеров хромосом основного набора. На метафазных пластинках делящихся клеток В-хромосомы представлены в виде небольших телец гантелевидной формы, расположенных большей частью в центральной зоне пластинки (рис. 2, *д*). В ядрах клеток слюнных желез в В-хромосомах четко просматривается дискоидальная структура (рис. 2, *з*). Такие же малые В-хромосомы обнаружены у ряда других видов мошек (Чубарева, Петрова, 1984).

Приведенные данные свидетельствуют о наличии межпопуляционной изменчивости вида *M. octofiliatum*. Одна популяция с Восточного Памира оказалась более мономорфной, поскольку в ее кариофонде В-хромосомы не обнаружены, тогда как другая, с Западного Памира, — обладала геномным полиморфизмом по В-хромосомам. Дискоидальная структура политенных хромосом I—III в обеих популяциях одинакова.

Было проведено сравнение рисунков дисков хромосом I—III *M. octofiliatum* с гомеологичными хромосомами I—III *M. montium* — стандартом, у которого 12 дыхательных нитей, а также с *M. decimfiliatum* Rubz., 1956 и *M. shevjakovi* Dor., Rubz. et Vlas., 1935, которые тоже относятся к группе *montium* и характеризуются 10 дыхательными нитями. В результате установлено, что кариотипическое сходство распространяется в основном лишь на дистальные участки одноименных хромосом; структура прицентромерных районов видоспецифична и общности в последовательности дисков в них не обнаружено. У *M. octofiliatum* отмечено наличие двух обширных гомозиготных инверсий в хромосоме I и одной гомозиготной инверсии в хромосоме III как результат глубокой перестройки генетической системы вида. Следует подчеркнуть, что одна из инверсий в хромосоме I, а именно в *IS* (секции

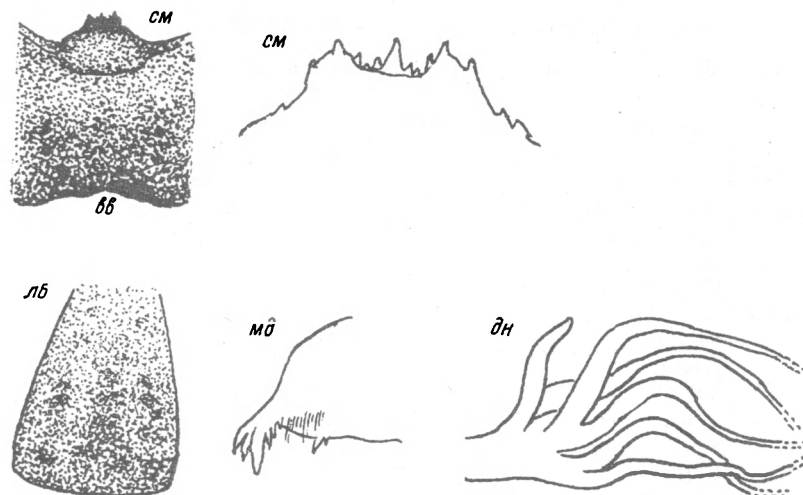


Рис. 3. Морфологические детали строения *Montisimulium inflatum*.

Обозначения те же, что на рис. 1.

Fig. 3. Morphological details of *Montisimulium inflatum*.

4—11), свойственна не только *M. octofiliatum*, но также *M. decimfiliatum* и *M. shevjakovi* (Чубарева, 1995а), что свидетельствует об общности их происхождения и о том, что вид *M. octofiliatum*, имеющий, кроме того, две другие инверсии, возникшие, вероятнее всего, позднее, филогенетически моложе.

Анализируя и сопоставляя суммарную протяженность сходных участков хромосом и учитывая при этом значительные гомозиготные перестройки, можно убедиться в том, что между сравниваемыми *M. octofiliatum*, с одной стороны, и *M. montium*, *M. decimfiliatum* и *M. shevjakovi* — с другой, существуют значительные кариотипические различия.

*M. inflatum*. Описание вида было проведено по морфологическим признакам личинки; типичная форма описана из родника в ущелье Кондара в Таджикистане (Рубцов, 1951). Позднее на дополнительно добытом материале было выявлено необычайное своеобразие морфологии дыхательных нитей куколки, ставящее этот вид обособленно по отношению к другим видам рода (Рубцов, 1956). В настоящей работе использован материал, собранный в июле 1971 г. в ущелье Кондара, в мелком горном родничке, вблизи выхода его из грунта (см. таблицу).

Морфологические признаки (рис. 3). Личинки мелкие, 6 мм. Окраска тела коричневатая, голова почти черная. Вентральный вырез головной капсулы едва намечен или вовсе отсутствует. В большом веере 35—38 щетинок, в задней присоске 92—93 ряда крючков, по 10—12 крючков в каждом ряду. Субментум с заметно выступающими боковыми чешуйками, наружные зубцы мандибилы удлинены, краевой зубец крупный, внутренних зубцов 10—11, они мельче, чем у остальных видов мошек данного рода из групп *montium* и *alpinum*. У куколок 6 дыхательных нитей своеобразной конфигурации, отдаленно напоминающих рога молодого оленя; они несколько вздуты у основания, соединены попарно, располагаясь на трех коротких стебельках, один из которых направлен вперед, другой — вверх, а третий — вниз. Кокон с роговидным выростом.

Кариотип (рис. 4; см. вкл.).  $2n = 6$  и  $2n = 6 + V$ . Конъюгация гомологов полная. Хромосома I маркирована связью с ядрышком (секция 20), хромосома II отличима по пuffedam в IIS (секции 3—6); хромосома III определяется по толстому сложному диску, прилежащему в нему пuffedu и несколько расширенному концу в IIS. Центромеры в виде четко обозначенных дисков, прицентромерные участки

хромосом I—III деспирализованы и слегка расширены (в хромосоме I — это секция 2I, в хромосоме II — секции 12—14, в хромосоме III — секции 9, 10). Эктопической конъюгации центромер не наблюдалось. Хромосома I  $307.6 \pm 3.8$  мкм длины, хромосома II —  $227.6 \pm 7.1$ , хромосома III —  $215.9 \pm 7.1$  мкм. Соотношение длин хромосом в виде неравенства  $I > II = III$ .

Виду *M. inflatum* тоже свойствен геномный полиморфизм по В-хромосомам. Среди 11 изученных личинок обнаружены особи, кариотипы которых отличались присутствием В-хромосом: у 7 личинок было  $2n = 6$ , а 4 личинки имели кариотип  $2n = 6 + V$  (26.6 %). В-хромосомы, как и у предыдущего вида, значительно меньше хромосом основного набора; одно из плеч у них интенсивно окрашено и, очевидно, гетерохроматизировано (отмечено стрелкой), что хорошо отличает их от В-хромосом *M. octofiliatum*, подчеркивая их видовую специфику.

Было проведено сравнение рисунков дисков хромосом данного вида с кариотипом *M. montium*, принятым за стандарт. В результате в кариотипе *M. inflatum* обнаружены три значительные по протяженности гомозиготные инверсии: в коротком плече хромосомы I и в длинных плечах хромосом II и III, сопряженных с изменением генетической системы вида. Наличие такого типа хромосомных перестроек свидетельствует о глубоких кариотипических различиях между сравниваемыми видами, подтверждающая мнение Рубцова (1956) о том, что *M. inflatum* — обособленный вид.

В предыдущих работах показано, что геномный полиморфизм по В-хромосомам свойствен не только *M. octofiliatum* и *M. inflatum*, но и другим видам сем. Simuliidae. К настоящему времени он обнаружен у 25 видов из 9 родов, в частности у некоторых синантропных видов *Odagmia ornata* Mg., 1818, *Simulium morsitans* Edw., 1915, *Cnetha zakhariensis* Rubz., 1955 и других, высокая численность которых связана с районами, освоенными человеком (Чубарева, 1974; Чубарева, Петрова, 1984). В-хромосомы разных видов мошек хорошо различаются по ряду морфологических признаков, что имеет немаловажную таксономическую значимость.

Межпопуляционная изменчивость по геномному полиморфизму, подобная *M. octofiliatum*, обнаружена и у *Sulcicnephia ovtshinnicovi* Rubz., 1940: в кариотипе трех популяций этого вида из высокогорных районов Таджикистана В-хромосомы отсутствовали, тогда как значительная часть особей (76.2 %) выборки из Киргизии (р. Токайлу) обладала В-хромосомами (Чубарева, Петрова, 1984). По-видимому, одной из функций В-хромосом является их способность к увеличению генотипической изменчивости популяции. Благодаря широкому спектру числовой и частотной изменчивости В-хромосом популяции расширяют свои возможности выживания в экстремальных условиях.

Таким образом, в результате проведенной работы с использованием метода цитогенетического анализа структуры политенных хромосом вскрыта природа перестройки генетических систем *M. octofiliatum* и *M. inflatum* и обоснована их обособленность в пределах рода *Montisimulium*; установлено, что названные виды резко отличаются от остальных видов мошек данного рода не только по морфологическим признакам, но и по кариотипическим показателям.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, код проекта № 96-04-49038.

#### Список литературы

- Рубцов И. А. К систематике мошек (Simuliidae, Diptera) Средней Азии // Тр. ЗИН АН СССР. 1951. Т. 9, вып. 3. С. 743—860.
- Рубцов И. А. Мошки (сем. Simuliidae). 2-е изд. М.; Л., 1956. 860 с. (Фауна СССР. Т. 6, вып. 6).
- Чубарева Л. А. Хромосомный полиморфизм в природных популяциях мошек и некоторых других двукрылых насекомых // Цитология. 1974. Т. 16, № 3. С. 267—280.
- Чубарева Л. А. Морфология личинок и кариотипы двух близких видов мошек рода *Montisimulium* (Diptera, Simuliidae) // Паразитология. 1995а. Т. 29, вып. 1. С. 30—36.

- Чубарева Л. А. Тандемное объединение хромосом и структура кариотипа высокогорной мошки *Montisimulium gruppa montium* Rubzov из Таджикистана // Цитология. 1995б. Т. 37, № 9/10. С. 925—928.
- Чубарева Л. А., Исмагулов А. Г. Новый вид мошек *Montisimulium danijary* sp. n. (Diptera, Simuliidae) из Заилийского Алатау // Паразитология. 1992. Т. 26, вып. 1. С. 85—89.
- Чубарева Л. А., Качворян Э. А. Сравнительно-кариологическое изучение двух близких видов мошек рода *Eusimulium* // Цитология. 1975. Т. 18, № 3. С. 351—354.
- Чубарева Л. А., Петрова Н. А. Основные характеристики кариотипов мошек (Simuliidae, Diptera) мировой фауны // Кариосистематика беспозвоночных животных. Л., 1979. С. 58—95.
- Чубарева Л. А., Петрова Н. А. В-хромосомы кровососущих мошек (Simuliidae, Diptera) // Генетика. 1984. Т. 20, № 4. С. 570—578.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 10.01.1998

# MORPHOLOGY, KARYOTYPES AND GENOME POLYMORPHISM OF TWO BLACK FLIES SPECIES OF THE GENUS MONTISIMULIUM (DIPTERA: SIMULIIDAE) FROM TAJIKISTAN

L. A. Chubareva

*Key words:* Diptera, Simuliidae, *Montisimulium*, karyotype, polymorphism.

## SUMMARY

The karyotypes of the *Montisimulium octofiliatum* and *M. inflatum* species are described. The photographmaps of the polythene chromosomes are given for the first time. The morphology of the B-chromosomes is specific for each species.

The karyotypes of the two appointed species differ greatly from each other and from the karyotypes of other species of the *Montisimulium* genus.

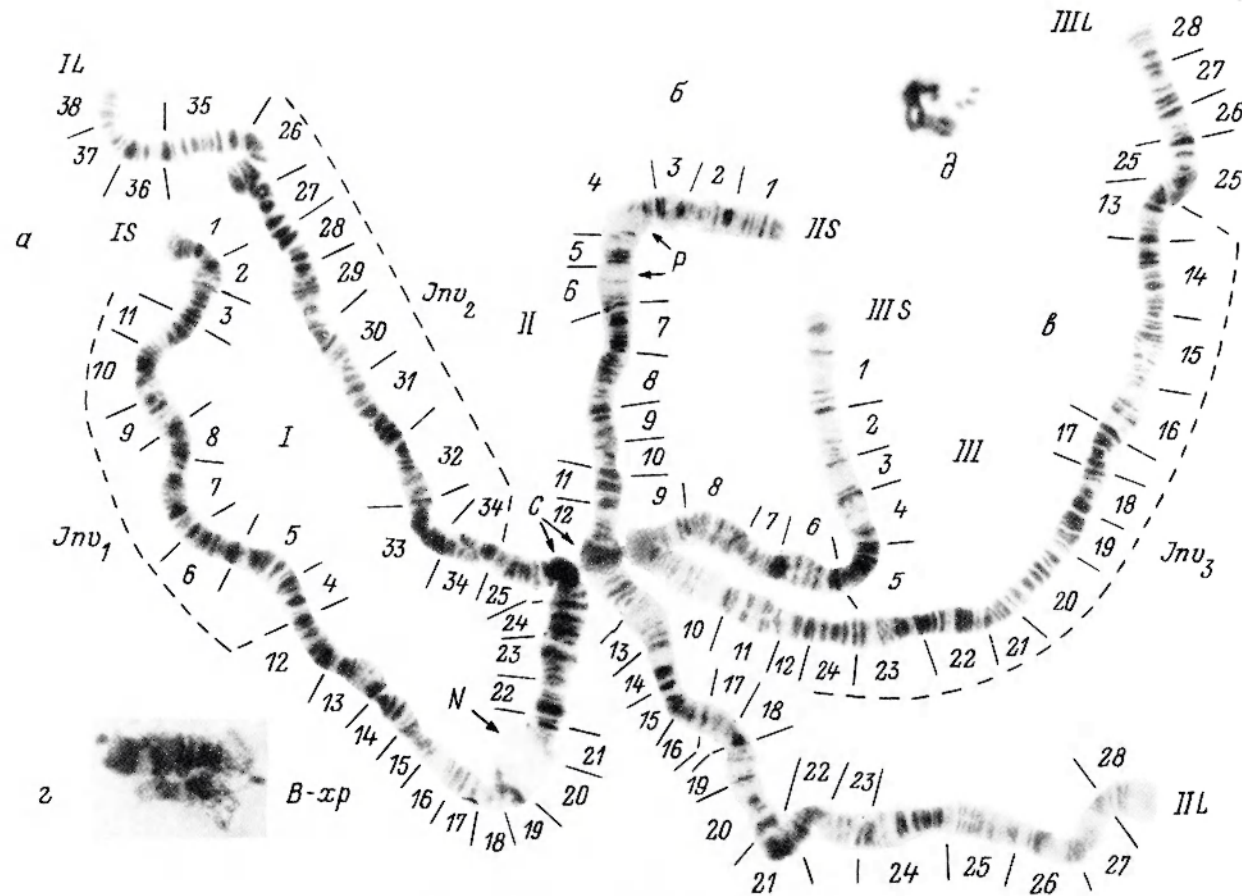


Рис. 2. Кариотип *Montisimulium octofiliatum*.

*a—г* — фотокарты политенных хромосом I—III и В-хромосом соответственно; *д* — метафазная пластинка в сперматогониальной клетке; *В-хр* — добавочная хромосома; *С* — центромера; *Л* — длинное плечо хромосомы I—III; *Н* — зона связи с ядрышком; *Р* — пуфф; *С* — короткое плечо хромосомы I—III; *Inv* — инверсия.

Fig. 2. Karyotype of *Montisimulium octofiliatum*.

